

# 基于防御腺特征的毘甲族属级阶元系统发育关系分析 (鞘翅目: 拟步甲科)

刘 超, 任国栋\*

(河北大学生命科学学院, 河北保定 071002)

**摘要:** 基于 16 属 65 种毘甲(含新记述 7 属)的防御腺特征, 探讨了毘甲族(鞘翅目: 拟步甲科)的属级系统发育关系。通过对这些种的防御腺着生位置、形状、长度、宽度、囊体间距、囊壁厚度、囊壁花纹、囊壁褶皱等特征进行解剖测量和分析, 归纳出族、属级特征。利用 SPSS19.0 和 Hennig86(1.5 版)两个软件对选定特征进行聚类分析和系统进化分析, 得出毘甲族 16 属的进化关系为: *Prosodes* > *Blaptogonia* > *Tagonoides* > *Thaumatoblaps* > *Caenoblaps* > *Agnaptoria* > *Asidoblaps* > *Coelocnemodes* > *Dila* > *Gnaptor* > *Blaps* > *Pseudognaptoria* > *Nalepa* > *Belousovia* > *Gnaptorina* > *Itagonia*。基于防御腺形态学数据的毘甲族系统发育分析结果将毘甲族 16 个属清楚地分开, 表明其在分类上具有重要价值。

**关键词:** 鞘翅目; 拟步甲科; 毘甲族; 防御腺; 系统发育

**中图分类号:** Q969 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2012)10-1205-16

## Phylogenetic analysis of genera of the tribe Blaptini based on the characteristics of defensive glands (Coleoptera: Tenebrionidae)

LIU Chao, REN Guo-Dong\* (College of Life Sciences, Hebei University, Baoding, Hebei 071002, China)

**Abstract:** The phylogenetic systematics of 65 species of Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) belonging to 16 genera (including 7 new recorded genera) was dealt with based on the structure of defensive glands. The characteristics of the glands at the genera and tribal level including gland position, shape, length, width, distance between the two glands, thickness of glands, surface fingerprint whorl and wrinkles were summarized. The phylogenetic relationship of the 16 genera was established using SPSS19.0 and Hennig86 program (version 1.5). The result showed that the evolutionary relationship should be as follows: *Prosodes* > *Blaptogonia* > *Tagonoides* > *Thaumatoblaps* > *Caenoblaps* > *Agnaptoria* > *Asidoblaps* > *Coelocnemodes* > *Dila* > *Gnaptor* > *Blaps* > *Pseudognaptoria* > *Nalepa* > *Belousovia* > *Gnaptorina* > *Itagonia*. The result supports the geographic distribution feature of this group. The 16 genera of Blaptini were clearly separated based on the phylogeny of defensive glands' morphological data, suggesting that these characteristics have important value in taxonomy.

**Key words:** Coleoptera; Tenebrionidae; Blaptini; defensive glands; phylogeny

防御腺形态特征在拟步甲科(Tenebrionidae)一些类群分类中具有重要价值, 可用于探讨属级阶元及其以上高级阶元的系统发育关系(Valentine, 1931; Roth, 1943; Kendall, 1968; Tseng *et al.*, 1971; Tschinkel, 1969, 1972, 1975; Tschinkel and Doyen, 1980)。防御腺在分类上的常用特征有: 囊体着生位置、囊体数量、囊体长度、囊体宽度、囊体间距、囊体形状和囊体表面花纹等。这些特征已

被用于 178 属 247 种拟步甲防御腺的分类地位和系统发育关系探讨, 证实其具有重要分类价值。近年中国学者关注鞘翅目昆虫防御腺的分类和系统发育研究, 已将上述特征用于拟步甲科毘甲族(Blaptini)、刺甲族(Platyscelidini)等类群的研究(任国栋等, 2000, 2002; 叶晔等, 2003; 滑会然和任国栋等, 2005; 任国栋和刘春林, 2009), 进一步丰富了世界该领域的工作。

基金项目: 国家自然科学基金重大项目子课题(31093430); 教育部博士点基金项目(20101301110004)

作者简介: 刘超, 男, 1987 年生, 天津人, 硕士研究生, 从事昆虫分类学研究, E-mail: lctjnormal@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: gdren@hbu.edu.cn

收稿日期 Received: 2012-06-26; 接受日期 Accepted: 2012-09-27

琵琶甲族 (Blaptini) 是拟步甲科拟步甲亚科 (Tenebrioninae) 的 1 个种数中等的类群, 全球已记录 6 亚族 27 属 721 种(亚种), 中国已知 5 亚族 20 属 257 种(亚种), 其中 11 个属 58 种的防御腺表型特征已有描述, 基于其腺体特征的系统发育分析已有初步工作(任国栋等, 2002)。但由于标本所限, 有关研究仅涉及了 11 属 58 种, 尚不能完整地反映该族昆虫防御腺的系统发育关系, 同时以前的图均为手绘, 形态表现不够客观。本文在此基础上, 增加 5 个属(包括国外 3 个属), 使琵琶甲族防御腺研究

增加到 16 属 65 种, 其形态特征均采用照片形式, 同时增加了聚类分析方面的内容。现一并报道如下。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究选择所用标本主要来自河北大学博物馆昆虫标本室, 少数种来自国外专家交换或赠予, 共计 16 属 65 种(表 1)。

表 1 研究标本信息  
Table 1 Data of specimens used in this study

物种名称 Species name	采集地点 Collecting locality	采集日期 Collecting date	采集人 Collector	解剖量 Number of specimens examined
郑氏异琵琶甲 <i>Thaumatoablaps zhengi</i> Ren & Luo, 1995	新疆伊宁 Yining, Xinjiang	1990-07-24	罗章秀 LUO Zhang-Xiu	1 ♀ 1 ♂
贝氏贞琵琶甲 <i>Agnaptoria belousovi</i> G. Medvedev, 2002	四川壤塘 Zamtang, Sichuan	2000-07-12	田明义 TIAN Ming-Yi	1 ♀ 1 ♂
芒康贞琵琶甲 <i>Agnaptoria markama</i> Shi & Ren, 2005	西藏类乌齐 Riwoqê, Tibet	2008-07-06	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
安多贞琵琶甲 <i>Agnaptoria amdoensis</i> G. Medvedev, 2006	青海玛多野牛沟 Yeniugou, Madoi, Qinghai	2008-07-02	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
黑头贞琵琶甲 <i>Agnaptoria nigriceps</i> Shi & Ren, 2007	西藏察隅扎哈 Zaha, Zayü, Tibet	2005-07-05	石爱民 SHI Ai-Min	1 ♀ 1 ♂
加斯亚琵琶甲 <i>Asidoblaps justa</i> G. Medvedev, 2007	四川小金县美兴 Meixing, Xiaojin, Sichuan	2009-07-30	牛一平, 郜振华 NIU Yi-Ping, GAO Zhen-Hua	1 ♀ 1 ♂
扁凹亚琵琶甲 <i>Asidoblaps expressa</i> G. Medvedev, 2005	甘肃舟曲瓜子沟 Guazigou, Zhugqu, Gansu	2009-07-11	牛一平, 郜振华 NIU Yi-Ping, GAO Zhen-Hua	1 ♀ 1 ♂
狭长亚琵琶甲 <i>Asidoblaps confinis</i> G. Medvedev, 2005	四川丹巴半扇门乡 Banshanmen, Danba, Sichuan	2009-07-02	牛一平, 郜振华 NIU Yi-Ping, GAO Zhen-Hua	1 ♀ 1 ♂
戴维亚琵琶甲 <i>Asidoblaps davidiani</i> G. Medvedev, 2002	四川理县 Lixian, Sichuan	2009-07-29	牛一平, 郜振华 NIU Yi-Ping, GAO Zhen-Hua	1 ♀ 1 ♂
甘肃亚琵琶甲 <i>Asidoblaps gansuensis</i> G. Medvedev, 2002	青海称多称文镇 Chengwen, Chindu, Qinghai	2009-07-17	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
丹巴亚琵琶甲 <i>Asidoblaps danba</i> G. Medvedev, 2005	四川丹巴边耳 Bianer, Danba, Sichuan	2009-07-05	牛一平 NIU Yi-Ping	1 ♀ 1 ♂

续表 1 Table 1 continued

物种名称 Species name	采集地点 Collecting locality	采集日期 Collecting date	采集人 Collector	解剖量 Number of specimens examined
中华亚琵琶 <i>Asidoblaps sinensis</i> G. Medvedev, 1998	四川雅江塔公 Tagong, Yajiang, Sichuan	2008-07-17	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
端脊琵琶 <i>Blaps apicecostata</i> Blair, 1922	西藏墨竹工卡 Maizhokunggar, Tibet	2002-07-08	任国栋, 巴义彬 REN Guo-Dong, BA Yi-Bin	1 ♀ 1 ♂
边粒琵琶 <i>Blaps miliaria</i> Fischer von Waldheim, 1844	宁夏盐池大水坑 Dashuikeng, Yanchi, Ningxia	1988-06-28	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
拟步行琵琶 <i>Blaps caraboides</i> Allard, 1882	宁夏贺兰山苏峪口 Suyukou, Helan Mountain, Ningxia	1990-07-24	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
措那琵琶 <i>Blaps conicum</i> Ren, 2010	西藏错那 Cona, Tibet	2004-06-25	石爱民 SHI Ai-Min	1 ♀ 1 ♂
达氏琵琶 <i>Blaps davidis</i> Deyrolle, 1878	宁夏隆德峰台 Fengtai, Longde, Ningxia	2008-06-30	王新谱, 刘晓丽 WANG Xin-Pu, LIU Xiao-Li	1 ♀ 1 ♂
端肋琵琶 <i>Blaps apicecosta</i> Blair, 1922	西藏那曲西山 Xishan, Nagqu, Tibet	2002-07-08	巴义彬, 于洋 BA Yi-Bin, YU Yang	1 ♀ 1 ♂
钝齿琵琶 <i>Blaps medusula</i> Kaszab, 1964	内蒙古达茂旗 Darhan, Inner Mongolia	2006-07-18	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
戈壁琵琶 <i>Blaps gobiensis</i> Frivaldszky, 1889	甘肃瓜洲布隆吉 Bulongji, Guazhou, Gansu	2008-07-31	张承礼, 潘昭 ZHANG Cheng-Li, PAN Zhao	1 ♀ 1 ♂
横条琵琶 <i>Blaps transversimulcata</i> Ballion, 1878	新疆新源那拉提 Narat, Xinyuan, Xinjiang	2007-08-06	张锋 ZHANG Feng	1 ♀ 1 ♂
尖尾琵琶 <i>Blaps acuminata</i> Fischer von Waldheim, 1820	青海乌兰茶卡镇 Chaka, Wulan, Qinghai	1993-06-29	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
日本琵琶 <i>Blaps japonensis</i> Marseul, 1879	贵州习水大白塘 Dabaitang, Xishui, Guizhou	2000-08-13	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
喙尾琵琶 <i>Blaps rhynchoptera</i> Fairmaire, 1886	云南维西 Weixi, Yunan	2008-08-06	张言山 ZHANG Yan-Shan	1 ♀ 1 ♂
弯齿琵琶 <i>Blaps femoralis</i> Fischer von Waldheim, 1844	宁夏盐池四墩子 Sidunzi, Yanchi, Ningxia	2008-07-20	贾奇 JIA Qi	1 ♀ 1 ♂
西藏琵琶 <i>Blaps thibetana</i> Blair, 1922	西藏林芝 Bayi, Nyingchi, Tibet	2002-07-02	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
细长琵琶 <i>Blaps oblonga</i> Kraatz, 1883	新疆喀什 Kashi, Xinjiang	2006-07-07	张锋 ZHANG Feng	1 ♀ 1 ♂
异形琵琶 <i>Blaps variolosa</i> Faldermann, 1835	宁夏海原术台 Shutai, Haiyuan, Ningxia	2005-07-28	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
中华琵琶 <i>Blaps chinensis</i> Faldermann, 1835	江西梅岑 Meicen, Jiangxi	2006-07-31	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂

续表 1 Table 1 continued

物种名称 Species name	采集地点 Collecting locality	采集日期 Collecting date	采集人 Collector	解剖量 Number of specimens examined
皱纹琵琶甲 <i>Blaps rugosa</i> Gebler, 1825	内蒙古白云鄂博 Bayan Obo, Inner Mongolia	1991-08-03	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
粒点琵琶甲 <i>Blaps emoda</i> Allard, 1880	西藏拉萨罗布林卡 Norbulingka, Lhasa, Tibet	2003-07-24	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
海伦贝琵琶甲 <i>Belousovia helenae</i> G. Medvedev, 2007	云南师宗菌子山 Junzi Mountain, Shizong, Yunnan	2006-07-14	毛本勇 MAO Ben-Yong	1 ♀ 1 ♂
印氏肋琵琶甲 <i>Blaptogonia yini</i> Ren & Li, 2001	西藏南部 South Tibet	2003-07-14	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
贝氏卵琵琶甲 <i>Caenoblaps baeckmanni</i> Schuster, 1928	Inkhokvari Village, Tsumadinsky district (Russia)	1985-06-25	G. M. Abdurakhmanov	1 ♂
粗糙乾琵琶甲 <i>Coelocnemodes aspericollis</i> Fairmaire, 1886	云南会泽海多发 Haiduofa, Huize, Yunnan	1985-05-20	徐正会 XU Zheng-Hui	1 ♀ 1 ♂
会泽乾琵琶甲 <i>Coelocnemodes huizensis</i> Ren & Li, 2001	云南会泽 Huize, Yunnan	1985-05-24	徐正会 XU Zheng-Hui	1 ♀ 1 ♂
弯胫乾琵琶甲 <i>Coelocnemodes tibialis</i> Ren, 2010	云南鹤庆马耳山 Maer Mountain, Heqing, Yunnan	2008-06-22	徐吉山 XU Ji-Shan	1 ♀ 1 ♂
波密地琵琶甲 <i>Dila bomina</i> Ren & Li, 2001	西藏波密 Bowo, Tibet	2009-07-26	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
宽距格琵琶甲 <i>Gnaptor spinimanus</i> Pallas, 1781	Selo Bagovitsa, Kamenetsky Uyezd (Russia)	1895-06-12	Gr. -Grzhim	1 ♂
费里小琵琶甲 <i>Gnaptorina felicitana</i> Reitter, 1887	青海玛多 Madoi, Qinghai	2009-07-16	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
科小琵琶甲 <i>Gnaptorina kozlovi</i> G. Medvedev, 1998	青海称多称文镇 Chengwen, Chindu, Qinghai	2008-06-30	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
波小琵琶甲 <i>Gnaptorina potanini</i> Reitter, 1889	四川松潘安宏乡 Anhong, Songpan, Sichuan	2008-07-20	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
高山小琵琶甲 <i>Gnaptorina montana</i> G. Medvedev, 1998	青海玉树结古镇 Gyêgu, Yushu, Qinghai	2008-07-03	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
喀小琵琶甲 <i>Gnaptorina kashkarovi</i> G. Medvedev, 1998	宁夏隆德 Longde, Ningxia	2009-08-03	王新谱 WANG Xin-Pu	1 ♀ 1 ♂
费尔小琵琶甲 <i>Gnaptorina fairmairei</i> Koch, 1965	四川甘孜镇 Garzê town, Sichuan	1999-08-02	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
高山小琵琶甲 <i>Gnaptorina montana</i> G. Medvedev, 1998	四川甘孜镇 Garzê town, Sichuan	2007-05-05	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
黑色小琵琶甲 <i>Gnaptorina nigera</i> Shi, Ren & Merkl, 2007	陕西府谷 Fugu, Shaanxi	2007-05-04	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
莱氏小琵琶甲 <i>Gnaptorina reitteri</i> Koch, 1965	贵州习水大白塘 Dabaitang, Xishui, Guizhou	2000-09-25	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂

续表 1 Table 1 continued

物种名称 Species name	采集地点 Collecting locality	采集日期 Collecting date	采集人 Collector	解剖量 Number of specimens examined
心型小琵琶 <i>Gnaptorina cordicollis</i> G. Medvedev, 1998	青海玉树结古镇 Gyêgu, Yushu, Qinghai	2008-07-03	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
圆小琵琶 <i>Gnaptorina cylindricollis</i> Reitter, 1889	宁夏西吉 Xiji, Ningxia	1989-07-25	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
宽跗小琵琶 <i>Gnaptorina platytarsia</i> Li & Ren, 2004	西藏江达 Jomda, Tibet	2004-06-06	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
巴宿齿琵琶 <i>Itagonia baxoica</i> Liu & Ren, 2009	西藏八宿 Baxoi, Tibet	2009-07-22	任国栋, 巴义彬 REN Guo-Dong, BA Yi-Bin	1 ♀ 1 ♂
真齿琵琶 <i>Itagonia mera</i> G. Medvedev, 1998	西藏昌都 Qamdo, Tibet	2009-07-20	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
心型齿琵琶 <i>Itagonia cordiformis</i> Shi & Ren, 2007	西藏芒康 Markam, Tibet	2004-06-12	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
长圆那琵琶 <i>Nalepa cylindracea</i> Reitter, 1887	西藏昌都 Changdu, Tibet	2004-06-07	任国栋 REN Guo-Dong	1 ♀ 1 ♂
皱纹侧琵琶指名亚种 <i>Prosodes rugulosa rugulosa</i> Gebler, 1841	新疆巩留特克斯 Takes, Gongliu, Xizang	2006-05-31	巴义彬 BA Yi-Bin	1 ♀ 1 ♂
皱纹侧琵琶光亮亚种 <i>Prosodes rugulosa nitidula</i> Motschulsky, 1859	新疆裕民 Yumin, Xinjiang	2009-06-15	张承礼, 潘昭 ZHANG Cheng-Li, PAN Zhao	1 ♀ 1 ♂
皱纹侧琵琶隆脊亚种 <i>Prosodes rugulosa degenerata</i> Semenov, 1894	新疆木垒 Mori, Xinjiang	2006-06-17	巴义彬 BA Yi-Bin	1 ♀ 1 ♂
显肋侧琵琶 <i>Prosodes costifera</i> Kraatz, 1886	新疆阿合奇 Akqi, Xinjiang	2006-07-12	任国栋, 巴义彬 REN Guo-Dong, BA Yi-Bin	1 ♀ 1 ♂
埃德侧琵琶 <i>Prosodes edmundi</i> Semenov, 1894	新疆博乐赛里木湖 Sayram Hu, Bole, Xinjiang	2006-05-29	巴义彬 BA Yi-Bin	1 ♀ 1 ♂
中亚侧琵琶 <i>Prosodes zarudnyi</i> G. Medvedev, 1995	新疆昭苏坡马镇 Poma, Zhaosu, Xinjiang	2009-06-25	张承礼, 潘昭 ZHANG Cheng-Li, PAN Zhao	1 ♀ 1 ♂
里格侧琵琶 <i>Prosodes regeli</i> Semenov, 1894	新疆尼勒克 Nilka, Xinjiang	2006-06-01	巴义彬 BA Yi-Bin	1 ♀ 1 ♂
突颊侧琵琶 <i>Prosodes dilaticollis</i> Motschulsky, 1860	新疆昭苏 Zhaosu, Xinjiang	2006-05-30	巴义彬 BA Yi-Bin	1 ♀ 1 ♂
隆颊伪琵琶 <i>Pseudognaptorina exsertogena</i> Shi, Ren & Merkl, 2005	西藏八宿益庆乡 Yiqing, Baoi, Tibet	2009-07-21	任国栋, 巴义彬 REN Guo-Dong, BA Yi-Bin	1 ♀ 1 ♂
宽背塔琵琶 <i>Tagona macrophthalma macrophthalma</i> Fischer von Waldheim, 1820	South-eastern Karakum Desert, Repetek, Turkmenistan SSR (now Turkmenistan).	1936-04-11	D. Kolachek	1 ♂



## 1.2 防御腺解剖与处理步骤

(1)由昆虫标本馆获取干制的琵琶甲族标本,放入75%的酒精液中充分回软,取下防御腺所在的腹部端部3节,置于5% NaOH 溶液中煮沸3~5 min,取出后用蒸馏水清洗2~3次,清除NaOH液;(2)置于体视显微镜(SMZ-B4)下剥离与防御腺无关的组织,获得完整的贮液囊;(3)将其移入1%伊红醇溶液中染色5~10 min,取出并用清水冲洗;再依次放入体积分数为70%、90%和无水乙醇中分别进行10 min, 10 min 和3 min 脱水处理;(4)将处理样品置于立体显微镜(LEICA M205A)下观察并拍照。实验完毕后将其保存于盛有甘油的离心管中。

## 1.3 形态特征记述

在解剖镜下按照统一标准(详见下文2.1节“防御腺族级特征”)对各代表种的形态特征进行观察,记录各防御腺的着生位置、形状、长度和宽度、囊体间距、长度数值,以及囊壁花纹、皱褶和厚度的特征状态,并在比较形态学研究基础上分别归纳出属级特征。

## 1.4 聚类分析

使用SPSS19.0软件的Hierarchical cluster指令,对选自每种的9个防御腺特征进行组间联接法(Between-groups linkage)分析,距离系数采用平方Euclidean距离(Squared Euclidean distance)进行聚类分析,聚类结果以系统树图(dendrogram)的形式表现。

## 1.5 支序分析

每种甲虫选取7个防御腺特征,依次归纳出种征和属征,组成特征值矩阵,采用Hennig86(1.5版)软件包建立合意的支序系统树,根据步长计算数据,分析和推断拟步甲科内各类群之间的系统进化关系并与SPSS19.0软件的分析结果比较。

# 2 结果与分析

## 2.1 防御腺族级特征

通过对中国琵琶甲族16属(占全球总属数的59.2%)65种防御腺的比较形态学研究,将其族级特征归纳为:防御腺2个,基本对称分布,着生于第V可见腹板基部约1/2处;囊体长袋形、卵圆形、圆锥形或袜套状,开口于囊体基部;长(以囊袋基部至端部直线长度为标准,下同)0.52~3.55 mm,宽(以囊袋最宽处为标准,下同)0.25~1.45 mm;间距(以两囊袋基部之间距离为标准,下同)0.34~

1.64 mm;最长达第II可见腹板基部,最短达到第V可见腹板基部;囊体表面常有发达的皱褶或环形纹,囊壁薄厚不一(由于囊壁薄厚很难准确测量具体数字,本文统一采用半透明为标准,透明度高于半透明为“较薄”,透明度低于半透明为“较厚”)。

经对不同地区采集的标本解剖,发现同种琵琶甲囊体体积的大小与虫体大小密切相关,一般虫体大者其腺体相较大,反之则小。

## 2.2 属级特征

**2.2.1 异琵琶甲属 *Thaumatooblaps* Kaszab & G. Medvedev, 1984(图版I:1):**任国栋等(2002)以郑氏异琵琶甲 *Thaumatooblaps zhengi* Ren & Luo, 1995 为代表描述了该属属征:囊体短袋形或卵圆形,着生于第V可见腹板基部1/4,长度达到第IV可见腹板基部至第III可见腹板端部;囊体长2.7 mm,宽2.2 mm,囊间距1.4 mm;囊壁薄,环纹少,有少量皱褶。

**2.2.2 贞琵琶甲属 *Agnaptoria* Reitter, 1887(图版I:2~5):**任国栋等(2002)以红色贞琵琶甲 *Agnaptoria rubripes* Reitter, 1887 为代表描述了该属属征。本文在此基础上新增4种,根据5种防御腺特征归纳属征如下:囊体长袋形,着生于第V可见腹板基部1/5~1/3处,长度达到第IV可见腹板基部至第III可见腹板基部;囊体长1.85~5.6 mm,宽0.51~2.4 mm,囊间距0.82~1.3 mm;囊壁较薄,具不规则花纹,有少量皱褶,边缘波齿状。

**2.2.3 亚琵琶甲属 *Asidoblaps* Fairmaire, 1886(图版I:6~12):**任国栋等(2002)以雕翅亚琵琶甲 *Asidoblaps glyptoptera* Fairmaire, 1886 为代表,描述了该属属征。本文在此基础上新增7种,根据8种防御腺特征归纳属征如下:囊体长袋形,着生于第V可见腹板基部1/5~1/4处,长度达略长于第IV可见腹板基部;囊体长2.0~3.7 mm,宽0.5~1.4 mm,囊间距1.0~1.1 mm;囊壁略薄,环纹多,有皱褶。

**2.2.4 琵琶甲属 *Blaps* Fabricius, 1775(图版I:13~20;图版II:21~31):**任国栋等(2002)以钝齿琵琶甲 *Blaps (Blaps) medusula* Skopin, 1964 和弯齿琵琶甲 *Blaps femoralis* Fischer von Waldheim, 1844 为代表,描述了该属属征。本文在此基础上新增19种,根据22种防御腺特征归纳属征如下:囊体卵圆形或长卵形,着生于第V可见腹板基部1/2处,长度达第IV可见腹板中部至第II可见腹板端部;囊体长

1.2 ~ 4.6 mm, 宽 0.32 ~ 1.61 mm, 囊间距 0.3 ~ 1.2 mm; 囊壁厚, 环纹多, 有皱褶。

**2.2.5 贝琵琶甲属 *Belousovia* G. Medvedev, 2007** (图版 II: 32): 本文以海伦贝琵琶甲 *Belousovia helenae* G. Medvedev, 2007 为代表种对其防御腺属征首次报道如下: 囊体袜筒形, 着生于第 V 可见腹板基部 1/3 处, 长度达到第 IV 可见腹板基部; 囊体长 1.2 mm, 宽 0.32 mm, 囊间距 0.58 mm; 囊壁厚, 环纹多, 有皱褶。

**2.2.6 肋琵琶甲属 *Blaptogonia* G. Medvedev, 1998** (图版 II: 33): 本文以印氏肋琵琶甲 *Blaptogonia yini* Ren & Li, 2001 为代表, 对其防御腺属征首次报道如下: 囊体锥形, 着生于第 V 可见腹板基部 1/2 处, 长度仅达第 V 可见腹板基部; 囊体长 1.6 ~ 3.0 mm, 宽 1.9 ~ 2.7 mm, 囊间距 0.3 ~ 1.0 mm; 囊表面有稀疏环状纹。

**2.2.7 卵琵琶甲属 *Caenoblaps* Konig, 1906** (图版 II: 34): 本文以贝氏卵琵琶甲 *Caenoblaps baeckmanni* Schuster, 1928 为代表, 对其防御腺属征首次报道如下: 囊体长卵形, 着生于第 V 可见腹板基部 1/2 处, 长度达到第 III 可见腹板基部; 囊体长 1.8 mm, 宽 0.34 mm, 囊间距 0.42 mm; 囊壁薄, 无花纹, 皱褶少。

**2.2.8 乾琵琶甲属 *Coelocnemodes* Bates, 1879** (图版 II: 35 ~ 37): 任国栋等 (2002) 以粗糙乾琵琶甲 *Coelocnemodes aspericollis* Fairmaire, 1886 为代表描述了该属属征。本文在此基础上新增 3 种, 根据 4 种的防御腺特征归纳属征如下: 囊体长袋形, 着生于第 V 可见腹板基部 1/3, 长度达到第 II 可见腹板基部至第 III 可见腹板基部; 囊体长 4.1 mm, 宽 1.1 mm, 囊间距 0.5 mm; 囊壁厚, 环纹少, 有皱褶。

**2.2.9 地琵琶甲属 *Dila* Fischer von Waldheim, 1844** (图版 II: 38): 任国栋等 (2002) 以波密地琵琶甲 *Dila bomina* Ren & Li, 2001 为代表归纳的属征如下: 囊体长袋形, 着生于第 V 可见腹板基部 1/4 处, 长度达到第 III 可见腹板基部; 囊体长 8.3 mm, 宽 2.0 mm, 囊间距 3.2 mm; 囊壁厚, 环纹少, 有皱褶。

**2.2.10 格琵琶甲属 *Gnaptor* Brulle, 1832** (图版 II: 39): 本文以宽距格琵琶甲 *Gnaptor spinimanus* Pallas, 1781 为代表, 首次归纳该属的防御腺特征做如下: 囊体长袋形, 着生于第 V 可见腹板基部 2/3 之前, 长度达到第 III 可见腹板的中部; 囊体长 1.7 mm, 宽 0.47 mm, 囊间距 1.14 mm; 囊壁厚, 有环纹, 有皱褶。

**2.2.11 小琵琶甲属 *Gnaptorina* Reitter, 1887** (图版

II: 40; 图版 III: 41 ~ 51): 任国栋等 (2002) 以圆小琵琶甲 *Gnaptorina cylindricollis* Reitter, 1889、费里小琵琶甲 *Gnaptorina felicitana* Reitter, 1887 和波小琵琶甲 *Gnaptorina potanini* Reitter, 1889 为代表, 对其属征进行描述。本文在此基础上新增 12 种, 根据 15 种防御腺特征归纳属征如下: 囊体长袋形或袜筒形, 着生于第 V 可见腹板基部 1/5 ~ 1/3 处, 长度达到第 III 可见腹板近中部至第 III 可见腹板基部; 囊体长 1.28 ~ 4.5 mm, 宽 0.33 ~ 1.5 mm, 囊间距 0.26 ~ 0.7 mm; 囊壁厚, 有环纹, 皱褶明显。

**2.2.12 齿琵琶甲属 *Itagonia* Reitter, 1887** (图版 III: 52 ~ 54): 任国栋等 (2002) 以谢氏齿琵琶甲 *Itagonia semenovi* Reitter, 1889 和原齿琵琶甲 *Itagonia provostii* Fairmaire, 1888 为代表归纳了该属属征。本文在此基础上新增 3 种, 根据 5 种防御腺特征归纳属征如下: 囊体长袋形或袜筒形, 着生于第 V 可见腹板基部的 1/5 ~ 1/3 处, 长度达到第 III 可见腹板基部至中部; 基部外侧有 1 突, 囊体长 2.1 ~ 3.3 mm, 宽 0.6 ~ 1.4 mm, 囊间距 0.2 ~ 0.8 mm; 囊壁厚, 环纹多, 有皱褶。

**2.2.13 那琵琶甲属 *Nalepa* Reitter, 1887** (图版 III: 55): 本文以长圆那琵琶甲 *Nalepa cylindracea* Reitter, 1887 为代表, 对其防御腺属征首次报道如下: 囊体袜筒形, 着生于第 V 可见腹板基部 1/2 处, 长度达到第 III 可见腹板基部; 囊体长 2.3 mm, 宽 0.42 mm, 囊间距 0.32 mm; 囊壁厚, 环纹多, 有皱褶。

**2.2.14 侧琵琶甲属 *Prosodes* Eschscholtz, 1829** (图版 III: 56 ~ 60; 图版 IV: 61 ~ 63): 任国栋等 (2002) 以北京侧琵琶甲 *Prosodes (Prosodes) pekinensis* Fairmaire, 1887、埃德侧琵琶甲 *Prosodes (Prosodes) edmundi* Semenov, 1894、细长侧琵琶甲 *Prosodes gracilis* Faust, 1875、显肋侧琵琶甲 *Prosodes costifera* Kraatz, 1886 和中亚侧琵琶甲 *Prosodes zarudnyi* G. Medvedev, 1995 为代表, 对其属征进行了归纳。本文在此基础上新增 8 种, 根据 13 种的防御腺特征归纳属征如下: 囊体短袋形, 着生于第 V 可见腹板基部 1/5 ~ 1/3 处, 长度仅达到第 V 可见腹板基部至第 IV 可见腹板基部; 囊体长 1.2 ~ 3.5 mm, 宽 0.41 ~ 2.6 mm, 囊间距 0.6 ~ 3.5 mm; 囊壁薄, 无环纹, 皱褶不明显。

**2.2.15 伪琵琶甲属 *Pseudognaptorina* Kaszab, 1977** (图版 IV: 64): 本文以隆颊伪琵琶甲 *Pseudognaptorina exsertogena* Shi, Ren & Merkl, 2005 为代表, 首次归纳该属的防御腺特征如下: 囊体长袋形, 着生于第 V 可见腹板基部 1/5, 长度达到第 III 可见腹板端部

1/3 处;囊体长 0.65 mm, 宽 0.45 mm, 囊间距 0.22 mm;囊壁厚, 花纹多, 有皱褶。

**2.2.16 塔琵甲属 *Tagonoides* Fairmaire, 1886** (图版 IV: 65): 本文以宽背塔琵甲 *Tagona macrophthalma macrophthalma* Fischer von Waldheim, 1820 为代表, 对该属的防御腺特征做首次归纳如下: 囊体短袋形, 着生于第 V 可见腹板基部 2/3 处, 长度仅达到第 IV 可见腹板近基部;囊体长 1.1 mm, 宽 0.42 mm, 囊间距 0.55 mm;囊壁薄, 环纹少, 有皱褶。

**2.3 聚类分析**

由琵甲族 16 个属中选取 9 个典型防御腺的贮液囊特征(表 2)并列出其数值表(表 3)。

表 2 琵甲族 16 属昆虫防御腺特征  
Table 2 Characteristics of the defensive glands of 16 genera of Blaptini

特征序号 Characteristic no.	特征描述 Descriptions of characteristics
A	贮液囊呈卵形 Glands ovoid
B	囊体着生于第 V 可见腹板近基部 2/3 之前 Glands located in the front of 2/3 of the base of ventrite V
C	贮液囊末端超过第 IV 可见腹板基部 The terminal of glands longer than the base of ventrite IV
D	贮液囊壁厚 The wall of glands thick
E	贮液囊外表具稀疏花纹 The outer surface of glands with sparse ring patterns
F	贮液囊外表具稠密花纹 The outer surface of glands with dense ring patterns
G	贮液囊外表光滑 The outer surface of glands smooth
H	贮液囊外表有少量皱褶 The outer surface of glands with sparse wrinkle
I	贮液囊外表有明显皱褶 The outer surface of glands with obvious wrinkle

上述数据经 SPSS19.0 聚类分析后得到聚类图(图 1)。由图 1 看出: 根据其防御腺特点, 16 属琵甲被明显地聚成薄壁少皱褶型和厚壁多纹多皱型两个类型, 分别用 a、b 表示:

a. 薄壁少皱褶型: 包括异琵甲属 *Thaumatoablaps*, 卵琵甲属 *Caenoblaps*, 亚琵甲属 *Asidoblaps*, 肋琵甲属 *Blaptogonia*, 贞琵甲属

*Agnaptoria*, 塔琵甲属 *Tagonoides* 和侧琵甲属 *Prosodes* 共 7 属。该类防御腺的共同特征是: 贮液囊多为短袋形或卵圆形, 长略大于宽, 囊壁薄, 花纹和皱褶很少。由支序图分析, 这 7 个属为琵甲族中较原始类群, 尤其是侧琵甲属 *Prosodes*, 其囊壁光滑, 壁上基本没有花纹和皱褶, 是琵甲族中比较简单的一类。

b. 厚壁多纹多皱型: 包括乾琵甲 *Coelocnemodes*、地琵甲属 *Dila*、伪琵甲属 *Pseudognaptorina*、贝琵甲属 *Belousovia*、小琵甲属 *Gnaptorina*、齿琵甲属 *Itagonia*、格琵甲属 *Gnaptor*、那琵甲属 *Nalepa* 和琵甲属 *Blaps* 共 9 属。该类防御腺的共同特征是: 贮液囊多为长袋形或袜筒形, 囊壁厚, 花纹多, 皱褶多。它们是琵甲族中比较进化的属群, 其中小琵甲属 *Gnaptorina*、齿琵甲属 *Itagonia*、那琵甲属 *Nalepa* 和贝琵甲属 *Belousovia* 的贮液囊呈明显呈发达的袜套形, 可使贮液量增加, 其复杂程度较前一类高。

**2.4 系统发育分析**

以无防御腺的宽漠王属 *Mantichorula* Reitter, 1889 为外群, 具有防御腺的琵甲族 16 属为内群, 每属选取 1 个代表种, 按照支序系统学的基本原理, 共同特征即为祖征, 采用二次性状分布频率分析方法, 根据防御腺属征, 选取 7 个特征, 确定极化方向(表 4)并建立特征矩阵(表 5), 用于系统发育分析。

对上述数据使用 Hennig86(1.5 版)有关程序运算, 得到 1 棵合意树(图 2), 其中 L=21, CI=52, RI=77。图 2 显示被推测的琵甲族 16 属防御腺进化趋势为: *Prosodes* > *Blaptogonia* > *Tagonoides* > *Thaumatoablaps* > *Caenoblaps* > *Agnaptoria* > *Asidoblaps* > *Coelocnemodes* > *Dila* > *Gnaptor* > *Blaps* > *Pseudognaptorina* > *Nalepa* > *Belousovia* > *Gnaptorina* > *Itagonia*。该系统树明显分为 A、B 两个分支: A 分支仅 *Prosodes* 1 属, 其贮液囊圆锥形, 极为短小, 囊壁薄, 无环纹, 是所有 16 属中比较原始的一类; B 分支由 *Blaptogonia* 等 15 属组成, 它们的囊体逐渐增大, 由短小到粗大, 有简单到复杂, 是相对进化的一支, 其亲缘关系主要受特征 4(囊壁上具花纹)和特征 5(囊壁上具褶皱)的支持。第二分支包括了大量进化类群, 其中 *Blaptogonia* 囊体锥形, 长度仅达第 V 可见腹板基部, 囊体表面有稀疏环纹, 是本支中比较原始的类群; 由 *Tagonoides* 与其他属构成的“姊妹群”其囊体变化经过由短到长、由细到粗、



表 3  毬甲族 16 属昆虫防御腺特征值

Table 3  Characteristics codes of the defensive glands of 16 genera of Blaptini

属名 Genera	特征编码 Characteristic codes								
	A	B	C	D	E	F	G	H	I
毬甲属 <i>Blaps</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1
异毬甲属 <i>Thaumatoblaps</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0
贞毬甲属 <i>Agnaptoria</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0
小毬甲属 <i>Gnaptorina</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1
齿毬甲属 <i>Itagonia</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1
那毬甲属 <i>Nalepa</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1
侧毬甲属 <i>Prosodes</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
伪毬甲属 <i>Pseudognaptorina</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1
乾毬甲属 <i>Coelocnemodes</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1
地毬甲属 <i>Dila</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1
亚毬甲属 <i>Asidoblaps</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0
肋毬甲属 <i>Blaptogonia</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0
贝毬甲属 <i>Belousovia</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	1
塔毬甲属 <i>Tagonoides</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0
卵毬甲属 <i>Caenoblaps</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0
格毬甲属 <i>Gnaptor</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	1

0: 无此特征 The characteristic absent; 1: 有此特征 The characteristic present.

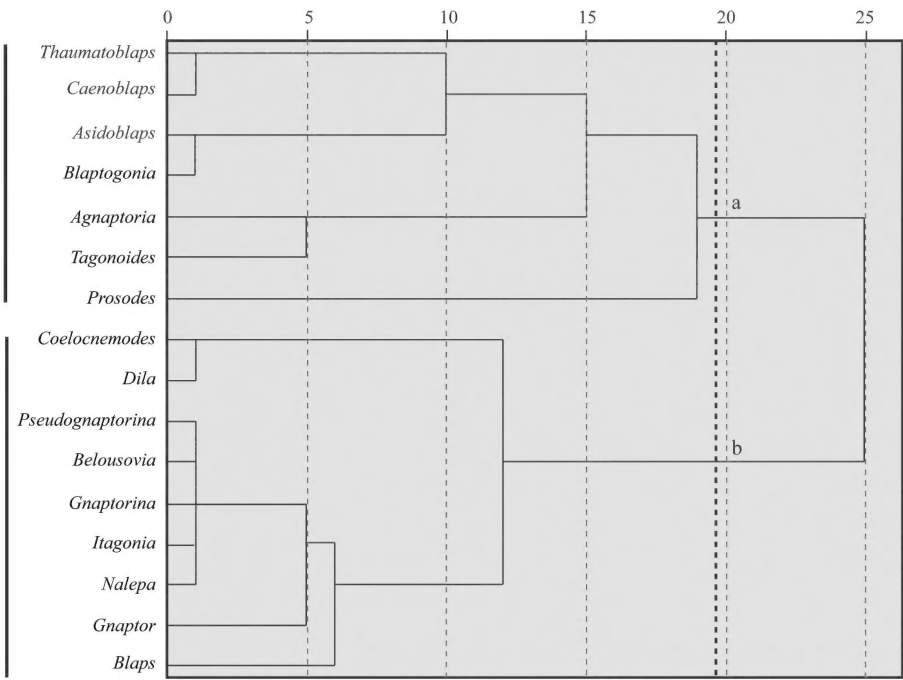


图 1  基于防御腺 9 个特征的毬甲族 16 属聚类图

Fig. 1  Dendrogram of 16 genera of Blaptini based on the 9 characteristics of defensive glands

表 4 用于支序分析的防御腺特征及其状态  
Table 4 Characteristics and their states of the defensive glands used in the cladistic analysis

特征编号 Characteristics no.	特征 Characteristics	特征状态编码 Coding of characteristics states	特征极化方向 Polarity
0	贮液囊的着生位置 The growth position of the glands	0 = 第 V 节可见腹板 1/2 及之前处	0→1
		0 = 1/2 of the base of ventrite V or in the front of it	
		1 = 第 V 节可见腹板 1/3 及之后处	
		1 = 1/3 of the base of ventrite V or behind it	
1	贮液囊的形状 The shape of the glands	0 = 圆锥形	0→1→2→3
		0 = Ovoid	
		1 = 短袋或卵圆形	
		1 = Ovoid or short pocket	
		2 = 长袋形	
		2 = Long pocket	
2	贮液囊的长度(相对于可见腹板) The length of the glands( relative to ventrite)	3 = 袜筒形	0→1
		3 = Sock shaped	
		0 = 末端不超过第 IV 可见腹板基部	
		0 = The terminal not reach the base of ventrite IV	
3	囊壁厚度 The thickness of gland wall	1 = 末端超过第 IV 可见腹板基部	0→1
		1 = The terminal more than the base of ventrite IV	
4	囊壁上的花纹 The decorative pattern of the gland wall	0 = 薄; 1 = 厚	0→1
		0 = Thin; 1 = Thick	
5	囊壁上的褶皱 The drape of the gland wall	0 = 无; 1 = 少; 2 = 多	0→1→2
		0 = None; 1 = Less; 2 = More	
6	贮液囊内侧特征 The characteristics of the glands	0 = 无; 1 = 少; 2 = 多	0→1→2
		0 = None; 1 = Less; 2 = More	
6	贮液囊内侧特征 The characteristics of the glands	0 = 不扩大; 1 = 扩大	0→1
		0 = Not expand; 1 = Expand	

由囊壁薄、环纹少到囊壁变厚、环纹变多的性状衍变系列。在实心节点 2 中, 3 个中亚属 (*Tagonoides*, *Thaumatoablaps* 和 *Caenoblaps*) 彼此靠近; 2 个高原属 (*Agnoptoria* 和 *Asidoblaps*) 互为姊妹群; 2 个藏东南属 (*Coelocnemodes* 和 *Dila*) 和 4 个青藏高原属 (*Belousovia* + *Nalepa* + *Gnaptorina* + *Itagonia*) 相聚, 与任国栋等 (2002) 基于形态表征的毘甲族系统发育关系的推断相一致。从目前掌握的数据看, 我们认为小毘甲属 *Gnaptorina*、齿毘甲属 *Itagonia* 的防御腺最为发达, 形状为袜筒形, 长度达第 III 可见腹板中部至基部, 囊壁厚且花纹褶皱明显, 是毘甲族中防御腺最为进化的类群。这两个类群集中分布在青藏高原的东部地区, 少量过渡到宁夏南部山区。

3 讨论

目前, 全球毘甲族共有 27 个属, 其中有 20 属

在中国有分布。本研究所选取的类群包括绝大部分中国属和少部分中亚属, 对于推断毘甲族系统演化关系有很强的代表性。从掌握的防御腺系统发育的相关数据可以看出, 毘甲族各属的防御腺形态分化比较明显, 可作为区分属级阶元的依据。对于属间防御腺形态差异的形成原因, 是个比较复杂的问题, 可能与其广泛的陆地分布有关, 不同的类群适应不同的生境, 面对不同的天敌, 逐步形成了不同的防卫形式。防御腺所表现的差异可能伴随着毘甲族昆虫属的多样化分化而分化, 形成了多极的进化方向。本研究采用 SPSS19.0 和 Hennig86 (1.5 版) 2 个软件分别探讨了毘甲族防御腺的系统发生, 所得出的结论基本相同。从大类聚合来看, SPSS19.0 主要依据防御腺的壁厚程度和皱褶程度分成两大类; 而 Hennig86 (1.5 版) 分得更细, 其反映的属级阶元之间的亲缘关系较前一个软件更接近于作者基

表 5 毬甲族 16 属防御腺特征编码值矩阵

Table 5 Matrix of characteristic states of defensive glands of 16 genera of Blaptini

属名 Genera	特征编号与特征状态编码 Characteristic no. and their state codes						
	0	1	2	3	4	5	6
宽漠王属 <i>Mantichorula</i>	0	0	0	0	0	0	0
毬甲属 <i>Blaps</i>	0	2	1	1	2	2	0
异毬甲属 <i>Thaumatoblaps</i>	1	1	1	0	1	1	0
贞毬甲属 <i>Agnaptoria</i>	1	2	1	0	2	1	0
小毬甲属 <i>Gnaptorina</i>	1	3	1	1	2	2	1
齿毬甲属 <i>Itagonia</i>	1	3	1	1	2	2	1
那毬甲属 <i>Nalepa</i>	0	3	0	1	2	2	0
侧毬甲属 <i>Prosodes</i>	1	1	0	0	0	0	0
伪毬甲属 <i>Pseudognaptorina</i>	1	2	1	1	2	2	0
乾毬甲属 <i>Coelocnemodes</i>	1	2	1	1	1	1	0
地毬甲属 <i>Dila</i>	1	2	1	1	1	2	0
亚毬甲属 <i>Asidoblaps</i>	1	2	1	0	2	1	1
肋毬甲属 <i>Blaptogonia</i>	0	0	0	0	1	1	0
贝毬甲属 <i>Belousovia</i>	1	3	0	1	2	2	0
塔毬甲属 <i>Tagonoides</i>	0	1	0	0	1	1	0
卵毬甲属 <i>Caenoblaps</i>	0	2	1	0	0	1	0
格毬甲属 <i>Gnaptor</i>	0	2	1	1	1	2	0

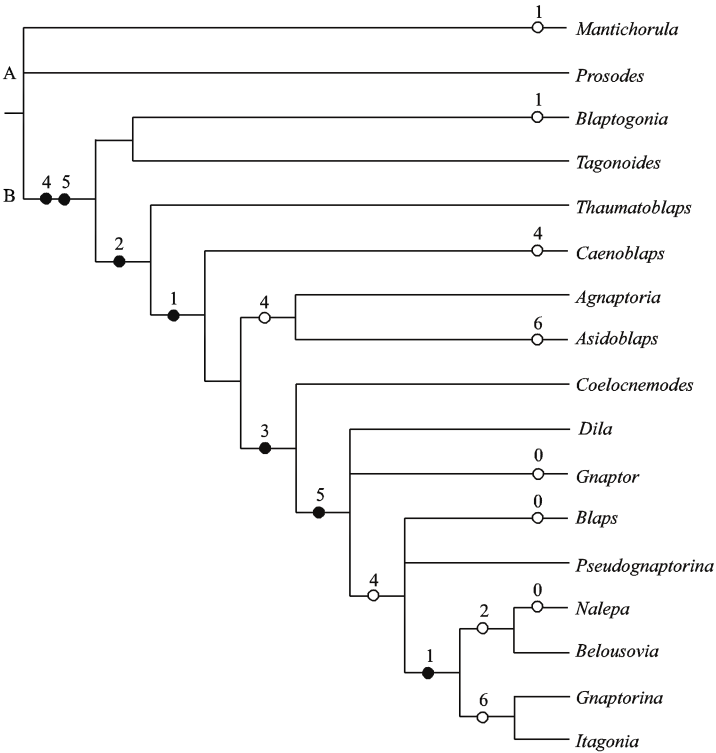


图 2 基于 7 个防御腺特征构建的 16 属毬甲支序图

Fig. 2 Cladogram of 16 Blaptini genera based on 7 characteristics of defensive glands

图中实心圆圈代表共进性状；空心圆圈代表非同源相似性状；各分支上的数字代表特征编号(同表 4)。Solid circles indicate synapomorphies. Blank circles indicate homoplasies. The numbers above branches denote the characteristics no. (the same as in Table 4).

于外部形态的琵甲族系统发育关系推断。从各属的地理分布看,两个软件分析的结果基本均将分布在青藏高原及其毗邻地区的、较为进化的琵甲族相关属聚到一块,而将分布在蒙新区和华北区的、较为原始的 *Blaps*、*Prosodes* 等类群聚到一块。

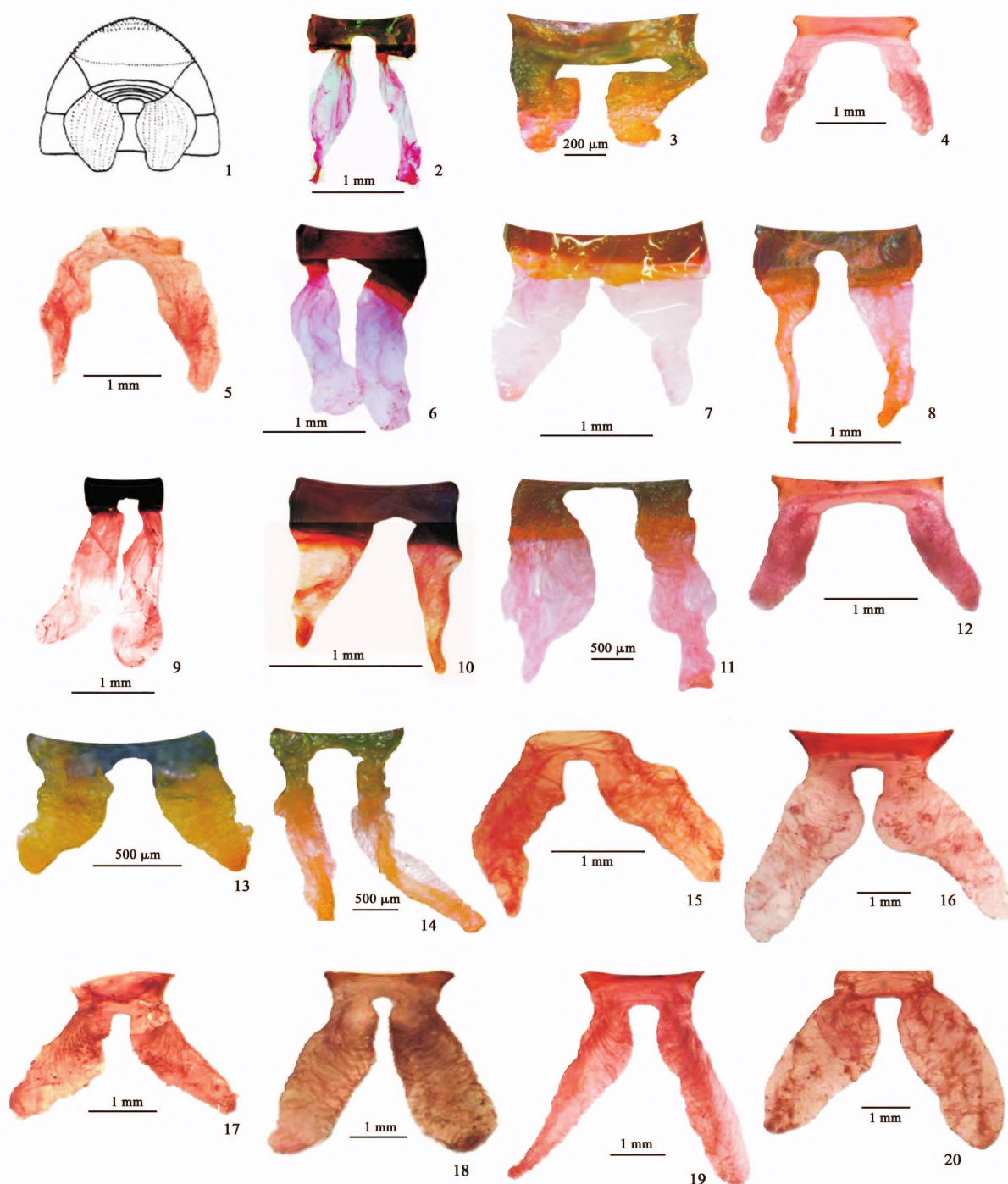
对于拟步甲防御腺形态进化的比较研究,目前学术界尚在探索阶段。尽管本研究尽可能地搜集了中国的琵甲种类,并有幸得到 3 个前苏联的特有属,但相较全球已知的 27 属琵甲而言,本研究的属级阶元仅占 59.3%,尚不能反映整个琵甲族的属级进化情况,还需进一步进行完整、系统的研究。由于防御腺表性特征的单一性,目前研究选取的防御腺特征较少,在今后的研究中需要增加扫描电镜技术,观察和揭示贮液囊内壁特征,利用气象色谱技术测定该腺体的分泌物化学成分并进行种类间比较,进而完善对其系统发育关系的探索。

### 参考文献 (References)

- Hua HR, Ren GD, 2005. A primary study on defensive glands' characters and phylogenetic relationships of twelve species of *Promethis* Pascoe (Coleoptera: Tenebrionidae). In: Ren GD, Zhang RZ, Shi FM eds. Classification and Diversity of Insects in China. China Agricultural Sciencetech Press, Beijing. 199 – 204. [滑会然, 任国栋, 2005. 12 种大粉甲属(鞘翅目: 拟步甲科)防御腺特征及其进化关系初析. 见: 任国栋, 张润志, 石福明主编. 昆虫分类与多样性. 北京: 中国农业科技出版社. 199 – 204]
- Kendall DA, 1968. The structure of the defense glands in Alleculidae and Lagriidae (Coleoptera). *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 120: 139 – 156.
- Ren GD, Dong SH, Peng DY, 2000. Study on the defensive glands of the genus *Blaps* Fabricius in China (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Hebei University (Natural Science Edition)*, 20 (Suppl.): 37 – 45. [任国栋, 董赛红, 彭东颜, 2000. 中国琵甲属 *Blaps* Fabricius 防御腺研究(鞘翅目: 拟步甲科). 河北大学学报(自然科学版), 20(增刊): 37 – 45]
- Ren GD, Liu CL, 2009. Phylogenetic analysis of Chinese genera of the tribe Platyscelidini (Coleoptera: Tenebrionidae) based on the characteristics of defensive glands. *Acta Entomologica Sinica*, 52 (10): 1146 – 1155. [任国栋, 刘春林, 2009. 基于防御腺特征的中国刺甲族属级阶元系统发育分析(鞘翅目: 拟步甲科). 昆虫学报, 52(10): 1146 – 1155]
- Ren GD, Yang XJ, Yin H, 2002. Phylogenetic analysis of the tribe Blaptini (Coleoptera: Tenebrionidae) in China based on the defensive glands. *Acta Entomologica Sinica*, 45 (6): 805 – 811. [任国栋, 杨秀娟, 印红, 2002. 基于防御腺的中国琵甲族 Blaptini 系统发育分析(鞘翅目: 拟步甲科). 昆虫学报, 45 (6): 805 – 811]
- Roth LM, 1943. Studies on the gaseous secretion of *Tribolium confusum* Duval. II. The odoriferous glands of *Tribolium confusum*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 36: 397 – 424.
- Tschinkel WR, 1969. Phenols and quinones from the defensive secretions of the tenebrionid beetle, *Zophobas rugipes*. *J. Insect Physiol.*, 15: 191 – 200.
- Tschinkel WR, 1972. 6-Alkyl-1, 4-naphthoquinones from the defensive secretions of the tenebrionid beetle, *Argoporis alutacea*. *J. Insect Physiol.*, 18: 711 – 722.
- Tschinkel WR, 1975. A comparative study of the chemical defense system of tenebrionid beetles; chemistry of the secretions. *J. Insect Physiol.*, 21: 753 – 783.
- Tschinkel WR, Doyen JT, 1980. Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female genital tubes of tenebrionid beetles (Coleoptera). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 9: 321 – 368.
- Tseng YL, Davidson JA, Menze RE, 1971. Morphology and chemistry of the odoriferous gland of the lesser mealworm beetle, *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64: 425 – 430.
- Valentine JM, 1931. The olfactory sense of the adult mealworm beetle *Tenebrio molitor* (Linn.) *J. Exp. Zool.*, 58: 165 – 227.
- Ye Y, Jiang P, Ren GD, 2003. Defensive glands characters of 31 genera-darkling beetles and their phylogenetic relationships. *Journal of Hebei University (Natural Science Edition)*, 23 (3): 279 – 293. [叶晔, 蒋鹏, 任国栋, 2003. 31 属拟步甲的防御腺特征与系统发育关系初析. 河北大学学报(自然科学版), 23(3): 279 – 293]

(责任编辑: 武晓颖)



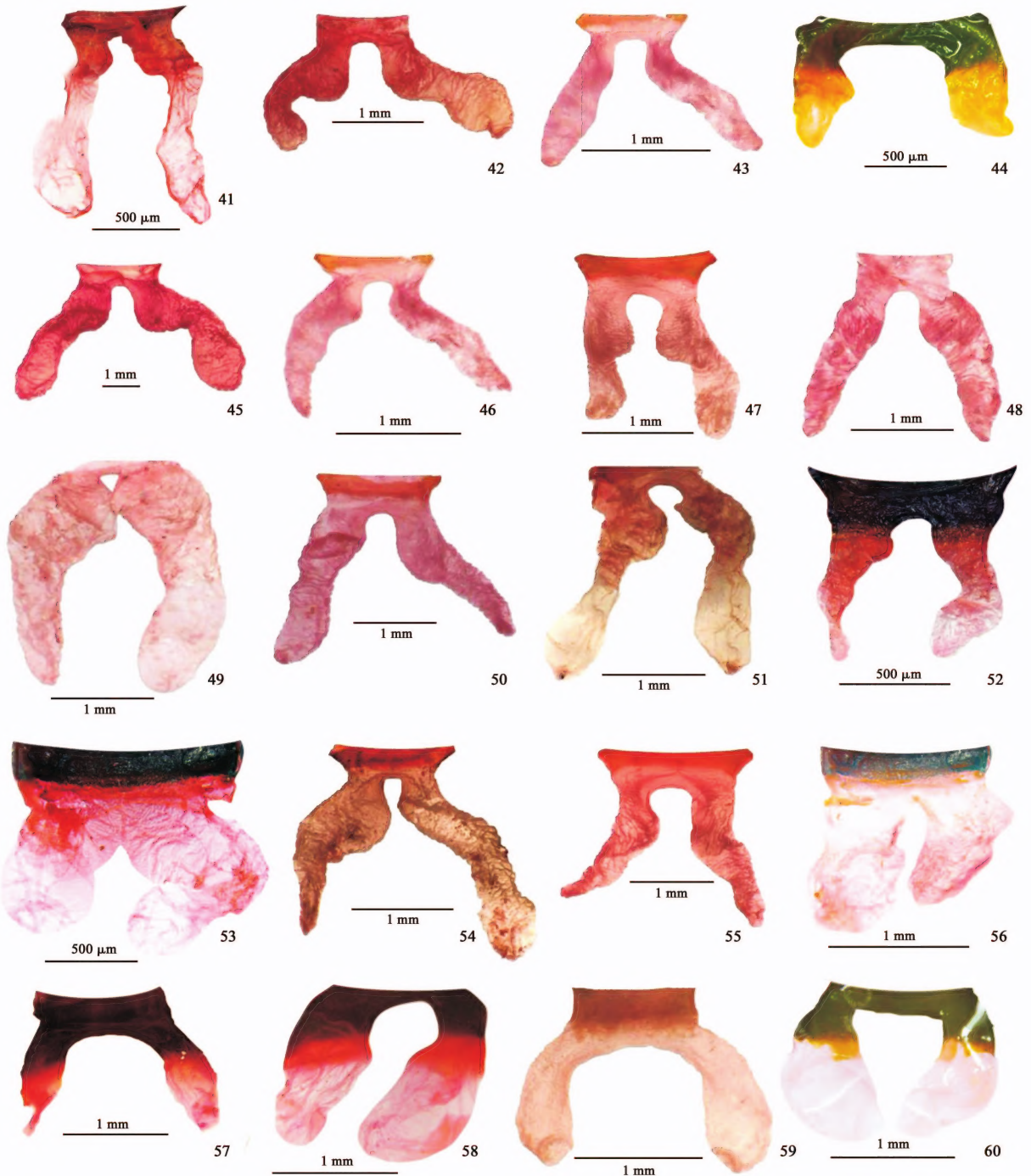


1–20: 防御腺 Defensive glands. 1: 郑氏异毘甲 *Thaumatoablaps zhengi* Ren & Luo, 1995 (引自任国栋等, 2002); 2: 贝氏贞毘甲 *Agnaptoria belousovi* G. Medvedev, 2002; 3: 芒康贞毘甲 *A. markama* Shi & Ren, 2005; 4: 安多贞毘甲 *A. amdoensis* G. Medvedev, 2006; 5: 黑头贞毘甲 *A. nigricaps* Shi & Ren, 2007; 6: 加斯亚毘甲 *Asidoblaps justa* G. Medvedev, 2007; 7: 扁凹亚毘甲 *A. expressa* G. Medvedev, 2005; 8: 狭长亚毘甲 *A. confinis* G. Medvedev, 2005; 9: 戴维亚毘甲 *A. davidiani* G. Medvedev, 2002; 10: 甘肃亚毘甲 *A. gansuensis* G. Medvedev, 2002; 11: 丹巴亚毘甲 *A. danba* G. Medvedev, 2005; 12: 中华亚毘甲 *A. sinensis* G. Medvedev, 1998; 13: 端脊毘甲 *Blaps apicicostata* Blair, 1922; 14: 边粒毘甲 *B. miliaria* Fischer von Waldheim, 1844; 15: 拟步行毘甲 *B. caraboides* Allard, 1882; 16: 措那毘甲 *B. conicum* Ren, 2010; 17: 达氏毘甲 *B. davidis* Deyrolle, 1878; 18: 端肋毘甲 *B. apicicosta* Blair, 1922; 19: 钝齿毘甲 *B. medusula* Kaszab, 1964; 20: 戈壁毘甲 *B. gobiensis* Frivaldszky, 1889.



21–40: 防御腺 Defensive glands. 21: 横条毘甲 *Blaps transversimulcata* Ballion, 1878; 22: 尖尾毘甲 *B. acuminata* Fischer von Waldheim, 1820; 23: 日本毘甲 *B. japonensis* Marseul, 1879; 24: 喙尾毘甲 *B. rhynchoptera* Fairmaire, 1886; 25: 弯齿毘甲 *B. femoralis* Fischer von Waldheim, 1844; 26: 西藏毘甲 *B. thibetana* Blair, 1922; 27: 细长毘甲 *B. oblonga* Kraatz, 1883; 28: 异形毘甲 *B. variolosa* Faldermann, 1835; 29: 中华毘甲 *B. chinensis* Faldermann, 1835; 30: 皱纹毘甲 *B. rugosa* Gebler, 1825; 31: 粒点毘甲 *B. emoda* Allard, 1880; 32: 海伦贝毘甲 *Belousovia helenae* G. Medvedev, 2007; 33: 印氏肋毘甲 *Blaptogonia yini* Ren & Li, 2001 (引自任国栋等, 2002); 34: 贝氏卵毘甲 *Caenoblaps baeckmanni* Schuster, 1928; 35: 粗糙乾毘甲 *Coelocnemodes aspericollis* Fairmaire, 1886 (引自任国栋等, 2002); 36: 会泽乾毘甲 *C. huizensis* Ren & Li, 2001; 37: 弯胫乾毘甲 *C. tibialis* Ren, 2010; 38: 波密地毘甲 *Dila bomina* Ren & Li, 2001; 39: 宽距格毘甲 *Gnaptor spinimanus* Pallas, 1781; 40: 费里小毘甲 *Gnaptorina felicitana* Reitter, 1887.





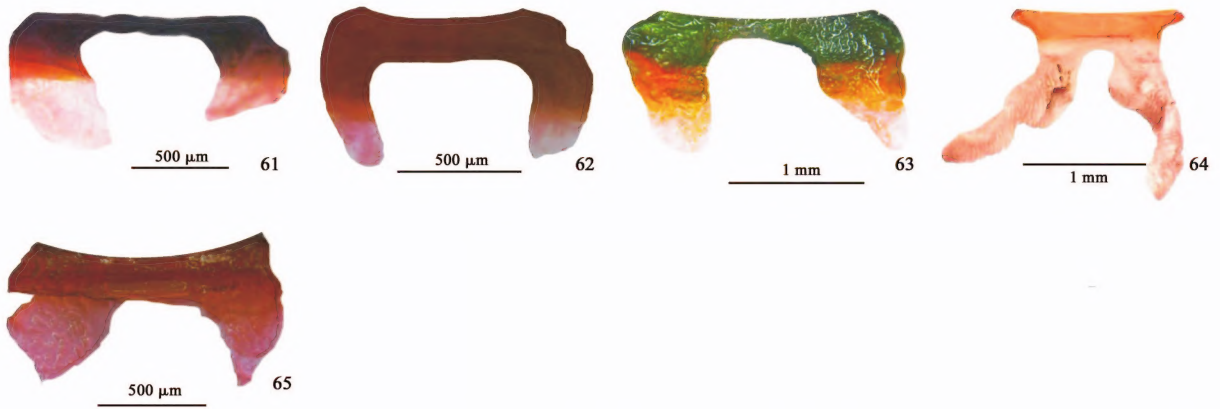
41 – 60: 防御腺 Defensive glands. 41: 科小毳甲 *Gnaptorina kozlovi* G. Medvedev, 1998; 42: 波小毳甲 *G. potanini* Reitter, 1889; 43: 高山小毳甲 *G. montana* G. Medvedev, 1998; 44: 喀小毳甲 *G. kashkarovi* G. Medvedev, 1998; 45: 费尔小毳甲 *G. fairmairei* Koch, 1965; 46: 高山小毳甲 *G. montana* G. Medvedev, 1998; 47: 黑色小毳甲 *G. nigera* Shi, Ren & Merkl, 2007; 48: 莱氏小毳甲 *G. reitteri* Koch, 1965; 49: 心型小毳甲 *G. cordicollis* G. Medvedev, 1998; 50: 圆小毳甲 *G. cylindricollis* Reitter, 1889; 51: 宽跗小毳甲 *G. platytarsia* Li & Ren, 2004; 52: 巴宿齿毳甲 *Itagonia baxoica* Liu & Ren, 2009; 53: 真齿毳甲 *I. mera* G. Medvedev, 1998; 54: 心型齿毳甲 *I. cordiformis* Shi & Ren, 2007; 55: 长圆那毳甲 *Nalepa cylindracea* Reitter, 1887; 56: 皱纹侧毳甲指名亚种 *Prosodes rugulosa rugulosa* Gebler, 1841; 57: 皱纹侧毳甲光亮亚种 *P. rugulosa nitidula* Motschulsky, 1859; 58: 皱纹侧毳甲隆脊亚种 *P. rugulosa degenerata* Semenov, 1894; 59: 显肋侧毳甲 *P. costifera* Kraatz, 1886; 60: 埃德侧毳甲 *P. edmundi* Semenov, 1894.

刘超等：基于防御腺特征的毘甲族属级阶元系统发育关系分析

图版IV

LIU Chao *et al.*: Phylogenetic analysis of genera of the tribe Blaptini based on the characteristics of defensive glands

Plate IV



61 – 65: 防御腺 Defensive glands. 61: 中亚侧毘甲 *Prosodes zarudnyi* G. Medvedev, 1995; 62: 里格侧毘甲 *P. regeli* Semenov, 1894; 63: 突颊侧毘甲 *P. dilaticollis* Motschulsky, 1860; 64: 隆颊伪毘甲 *Pseudognaptorina exsertogena* Shi, Ren & Merkl, 2005; 65: 宽背塔毘甲 *Tagona macrophthalma macrophthalma* Fischer von Waldheim, 1820.